

赵 嫚, 陈仕勇, 李亚萍, 等. 外源 GABA 对盐胁迫下金花菜种子萌发及幼苗抗氧化能力的影响[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(2): 310-316.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2021.02.005

外源 GABA 对盐胁迫下金花菜种子萌发及幼苗抗氧化能力的影响

赵 嫚^{1,2}, 陈仕勇^{1,2}, 李亚萍², 周青平², 陈有军², 常馨丹¹

(1. 西南民族大学畜牧兽医学院, 四川 成都 610041; 2. 四川省抗逆牧草种质资源创新及生态修复工程实验室, 四川 成都 610041)

摘要: 以楚雄金花菜种子为研究材料, 通过测定种子萌发特性、胚芽鲜质量、胚芽干质量、胚根鲜质量、胚根干质量、胚根长、超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)含量、过氧化氢(H_2O_2)含量、丙二醛(MDA)含量以及抗氧化酶活性, 研究外源 GABA(γ -氨基丁酸)对盐胁迫下金花菜种子萌发及幼苗生长的影响。结果表明, 0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 预处理提高了盐胁迫下金花菜种子的发芽势、活力指数, 并显著缩短了平均萌发时间。100 mmol/L 盐胁迫对幼苗胚芽鲜质量无影响, 但显著降低了胚芽干质量、胚根干质量、胚根鲜质量及胚根长, 而 0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 预处理诱导了胚芽和胚根鲜质量、干质量及胚根长的增加。GABA 预处理不同程度地提高了盐胁迫下金花菜幼苗超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性, 降低了 $O_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2 以及MDA含量。GABA能够激活抗氧化酶活性, 降低盐胁迫诱导的氧化伤害和膜损伤, 改善了金花菜在种子萌发阶段的抗盐性, 且在0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ 浓度范围内均有效果。

关键词: 金花菜; 盐胁迫; 种子萌发; GABA; 抗氧化保护

中图分类号: S54 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2021)02-0310-07

Influence of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on seed germination and antioxidant protection of *Medicago polymorpha* under salt stress

ZHAO Man^{1,2}, CHEN Shi-yong^{1,2}, LI Ya-ping², ZHOU Qing-ping², CHEN You-jun², CHANG Xin-dan¹

(1. College of Animal and Veterinary Sciences, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China; 2. Sichuan Provincial Engineering Laboratory of Stress Tolerance Forage Germplasm Innovation and Ecological Restoration, Chengdu 610041, China)

Abstract: Using the seed of *Medicago polymorpha* cv. Chuxiong as material, the effect of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on seed germination and seedling growth under salt stress were determined by analyzing seed germination characteristics, fresh and dry weight of embryos and radicles, radicle length, superoxide anion ($O_2^{\cdot-}$) content, hydrogen peroxide (H_2O_2) content, malonaldehyde (MDA) content and antioxidant enzyme activities. The results showed that the seed germination potential and vigor indexes of *M. polymorpha* cv. Chuxiong under salt stress were enhanced after pretreated with 0.5–2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA, and the mean germination time was shortened. Salt stress with 100 mmol/L NaCl showed no effect on the fresh weight of embryos, but the dry weight of embryos and radicles, the fresh weight of radicles and radicle

length were significantly reduced, while the pretreatment with 0.5–2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA increased the fresh and dry weight of radicles and radical length. Pretreatment of GABA for *M. polymorpha* cv. Chuxiong seedlings under salt stress improved the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX), decreased the contents of $O_2^{\cdot-}$,

收稿日期: 2020-08-23

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC0504806); 西南民族大学中央高校基本科研业务费专项(2020PTJS25)

作者简介: 赵 嫚(1995-), 女, 贵州毕节人, 硕士研究生, 主要从事牧草种质资源评价研究。(E-mail) 1301036256@qq.com

通讯作者: 陈仕勇, (E-mail) chengshi8827@163.com

H₂O₂ and MDA in varying degrees. The results suggest that GABA can activate the activities of antioxidant enzymes, reduce the oxidation damage and membrane injury induced by salt stress, leading to the improved salt tolerance of *M. polymorpha* cv. Chuxiong in seed germination stage, and the effective concentration scope of GABA is 0.5–2.0 $\mu\text{mol/L}$.

Key words: *Medicago polymorpha* L.; salt stress; seed germination; γ -aminobutyric acid (GABA); antioxidant protection

金花菜(*Medicago polymorpha* L.),又名南苜蓿、秧草、草头等,是一种优质的苜蓿属牧草,其具有蛋白质含量高,粗纤维含量低,品质优良,营养丰富等特点,同时也是一种食用蔬菜,含有丰富的鹰嘴豆芽素 A、植物皂素、蛋白质、钙和磷等,被认为是最富营养的野菜,此外金花菜还具有绿肥的功能^[1-2]。金花菜主要分布于中国长江流域以南等沿海各省(市、区),特别在江苏、浙江、上海一带分布较多。但沿海地区土壤盐渍化相对严重,盐胁迫也成为影响植物产量和品质的重要因素。土壤中盐分的积累,降低了植物可利用的水的含量,并阻碍其对养分的吸收。因此,盐胁迫使植物遭受光合抑制,扰乱代谢平衡,损伤细胞膜结构,最终抑制植物的生长和产量^[3]。而如何提高植物的耐盐性对于金花菜等植物的种植具有重要意义。

目前植物生长调节剂被广泛应用于改善植物对逆境的抗性研究中。 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)普遍存在于有机生物体中,是一类非蛋白氨基酸,研究发现,在干旱、盐、热等逆境胁迫下 GABA 大量积累^[4],但是其积累是因为植物的胁迫保护作用。GABA 是一种信号分子,并与植物激素相互协调发挥作用,且在逆境胁迫下, GABA 能够发挥渗透调节、抗氧化保护以及清除活性氧的功能^[5]。在逆境胁迫下,高效的抗氧化系统对豆科草类植物至关重要,研究发现抗氧化酶系统在豆科苜蓿属植物抵御盐胁迫中发挥了重要作用^[6]。种子萌发是植物生命阶段对盐等逆境胁迫最为敏感的阶段,近年来通过添加外源物质缓解植物盐胁迫已经成为一个重要的研究方向,而 GABA 作为一种生理活性物质,能促进植物生长,在多种逆境胁迫中具有积极的调节作用。因此,本试验研究 GABA 对盐胁迫下金花菜种子萌发的影响,并探究 GABA 增强金花菜抗盐害能力的生理机制,为盐胁迫下 GABA 在金花菜种子萌发及早期幼苗生长应用中提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本研究中供试金花菜选用的是国审牧草品种楚

雄金花菜(*Medicago polymorpha* cv. Chuxiong),种子由四川省草原科学院提供。

1.2 试验设计

1.2.1 材料培养和处理 挑选出的金花菜种子经 1% 的 NaClO 消毒 8 min,蒸馏水洗净后待用。取上述种子分别于 GABA 溶液(浓度为 0 $\mu\text{mol/L}$ 、0.5 $\mu\text{mol/L}$ 、1.0 $\mu\text{mol/L}$ 、1.5 $\mu\text{mol/L}$ 、2.0 $\mu\text{mol/L}$)浸泡 2 h,该过程在避光条件下进行。本试验共设 6 个处理,分别是:1)对照(CK),将在 0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 溶液中浸种过的种子接种于蒸馏水浸湿的滤纸;2)盐胁迫对照(N),将在 0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 溶液中浸种过的种子接种于 100 mmol/L NaCl 溶液浸湿的滤纸(根据前期盐胁迫试验筛选出适宜 NaCl 浓度为 100 mmol/L^[7]);3)盐胁迫+0.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA 处理(0.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA+100 mmol/L NaCl, GN1),将在 0.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA 溶液中浸种过的种子接种于 100 mmol/L NaCl 溶液浸湿的滤纸;4)盐胁迫+1.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 处理(1.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA+100 mmol/L NaCl, GN2),将在 1.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 溶液中浸种过的种子接种于 100 mmol/L NaCl 溶液浸湿的滤纸;5)盐胁迫+1.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA 处理(1.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA+100 mmol/L NaCl, GN3),将在 1.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA 溶液中浸种过的种子接种于 100 mmol/L NaCl 溶液浸湿的滤纸;6)盐胁迫+2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 处理(2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA+100 mmol/L NaCl, GN4),将在 2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 溶液中浸种过的种子接种于 100 mmol/L NaCl 溶液浸湿的滤纸。每个处理设置 4 个重复,每个重复的培养皿放置 50 粒种子,每隔 2 d 更换 1 次滤纸。将培养皿置于光照培养箱内培养,培养条件为白天 23 $^{\circ}\text{C}$ /16 h,夜间 18 $^{\circ}\text{C}$ /8 h;每天记录发芽数,连续培养观察 14 d。

1.2.2 测定指标及方法

1.2.2.1 种子萌发特性的测定 发芽率(GR)=14 d 内种子发芽数/供试种子总数 $\times 100\%$;

发芽势(GE)=4 d 内种子发芽数/供试种子总数 $\times 100\%$;

发芽指数(GI) = $\sum Gt/t$ (Gt :第 t d 种子发芽数; t :相应发芽天数)^[8];

平均萌发时间(MGT) = $\sum Gt \times t / \sum Gt$ (Gt :第 t d 种子发芽数; t :相应发芽天数)^[9];

活力指数(VI) = $GI \times FW$ (GI :发芽指数, FW :幼苗的平均鲜质量);

每个重复随机挑选 5 株进行胚根长以及胚芽和胚根鲜质量、干质量的测定。

1.2.2.2 幼苗抗逆生理指标的测定 采用 Velikova 等^[10]的方法测定样品过氧化氢(H_2O_2)含量,采用 Elstner 等^[11]的方法测定超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)浓度,采用愈创木酚显色法^[12]测定过氧化物酶(POD)活性,采用核黄素-NBT 法^[13]测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,采用紫外吸收法^[12]测定过氧化氢酶(CAT)活性,采用 Nakano 等^[14]的方法测定抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性,采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛(MDA)含量^[15]。

1.3 数据分析

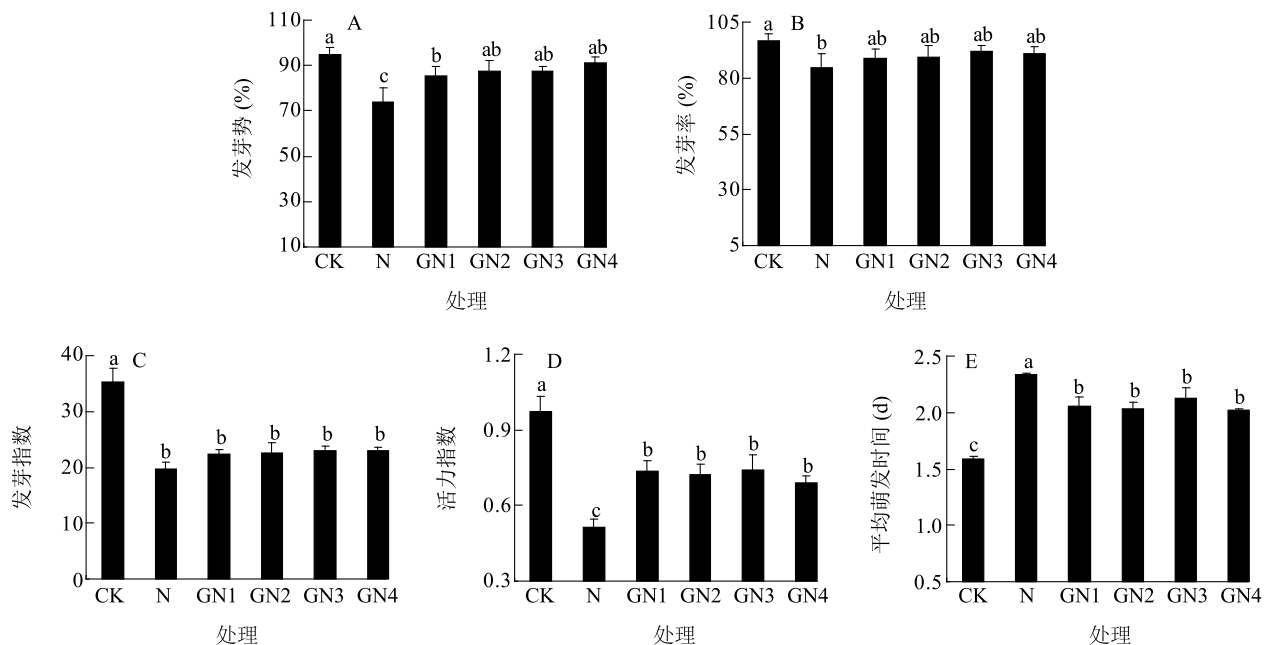
本研究采用 Excel 2019 进行数据整理和绘图,

采用 SPSS 25.0 软件进行方差分析,采用新复极差法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 外源 GABA 对盐胁迫下金花菜种子萌发特性的影响

由图 1 可知,100 mmol/L 的 NaCl 影响了金花菜种子的萌发,外源 GABA 预处理显著提高了金花菜种子的发芽势、活力指数,缩短了平均萌发时间($P < 0.05$)。0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 预处理的金花菜种子发芽势比 NaCl 胁迫对照(N)分别提高了 15.31%、18.01%、18.01%、22.97% (图 1A),活力指数分别提高了 42.60%、40.43%、43.53%、34.23% (图 1D),平均萌发时间从 2.34 d 分别缩短到 2.06 d、2.04 d、2.13 d、2.02 d (图 1E)。此外,在盐胁迫下外源 GABA 虽然提高了金花菜种子的发芽率和发芽指数,但与盐胁迫对照差异不显著($P > 0.05$) (图 1B,图 1C)。



N:100 mmol/L NaCl;GN1:0.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA+100 mmol/L NaCl;GN2:1.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA+100 mmol/L NaCl;GN3:1.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA+100 mmol/L NaCl;GN4:2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA+100 mmol/L NaCl)。

图 1 外源 GABA 对盐胁迫下金花菜种子萌发特性的影响

Fig.1 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on germination characteristics of *Medicago polymorpha* seeds under salt stress

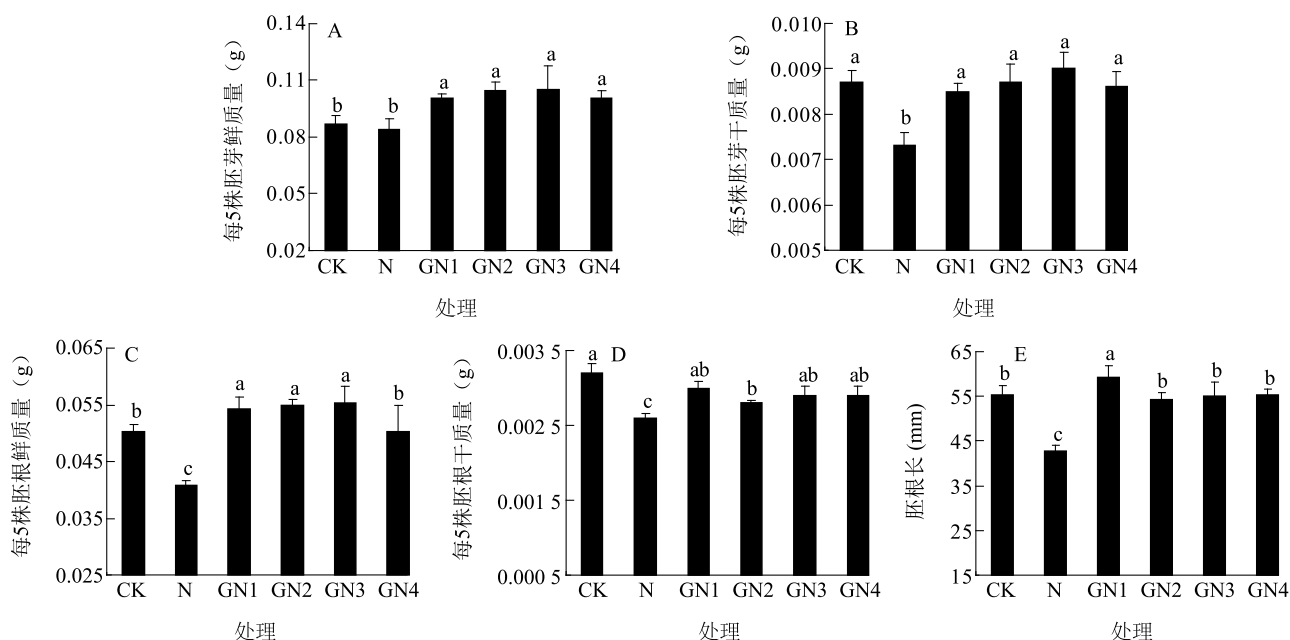
2.2 外源 GABA 对盐胁迫下金花菜幼苗生长的影响

由图 2 可知,与对照(CK)相比,盐胁迫处理(N)显著降低了金花菜幼苗胚芽干质量、胚根鲜质量、胚根干质量以及胚根长度($P < 0.05$),但对胚芽

鲜质量无显著影响($P > 0.05$)。盐胁迫下,经 0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 预处理的金花菜幼苗胚芽鲜质量分别比 CK 显著增高 13.61%、20.34%、20.69%、15.75%,0.5~1.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA 预处理同样显著

增加了胚根鲜质量。与盐胁迫对照相比, GABA 预处理显著增加了盐胁迫下金花菜幼苗胚芽干质量、胚根干质量以及胚根长度, 其中经 $0.5 \sim 2.0 \mu\text{mol/L}$

GABA 处理的金花菜幼苗胚芽干质量、胚根干质量、以及胚根长度恢复到正常水平, 与 CK 相比无显著差异 ($P > 0.05$)。



CK、N、GN1、GN2、GN3、GN4 见图 1 注。

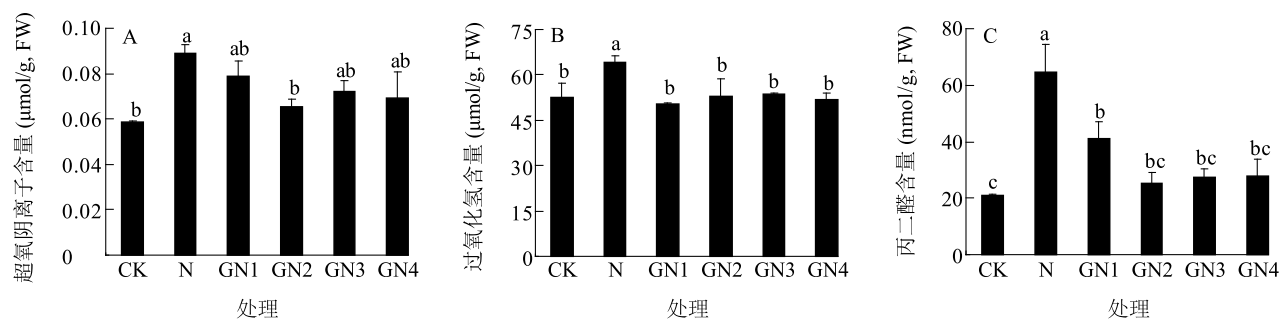
图 2 外源 GABA 对盐胁迫下金花菜幼苗的影响

Fig.2 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on seedlings of *Medicago polymorpha* under salt stress

2.3 外源 GABA 对金花菜幼苗活性氧产生和膜损伤的影响

如图 3 所示, 盐胁迫诱导金花菜幼苗 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2 、MDA 含量显著增加, 但是外源 GABA 有效缓解了盐胁迫下三者的积累。与 CK 相比, 盐胁迫使金花菜幼苗超氧阴离子含量增加了 51.34%, 不同浓度的 GABA 预处理缓解了盐胁迫诱导的 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的积

累, 且各 GABA 处理浓度之间无显著差异, 与盐胁迫对照相比, 仅 $1.0 \mu\text{mol/L}$ GABA 处理显著降低了 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 含量 ($P < 0.05$)。同时, 与盐胁迫对照相比, $0.5 \sim 2.0 \mu\text{mol/L}$ GABA 处理显著降低了 H_2O_2 和 MDA 含量, 且其 H_2O_2 含量恢复到正常水平; 除了 $0.5 \mu\text{mol/L}$ GABA 处理外, 其他 GABA 处理的 MDA 含量亦恢复到正常水平 (图 3B, 图 3C)。



CK、N、GN1、GN2、GN3、GN4 见图 1 注。

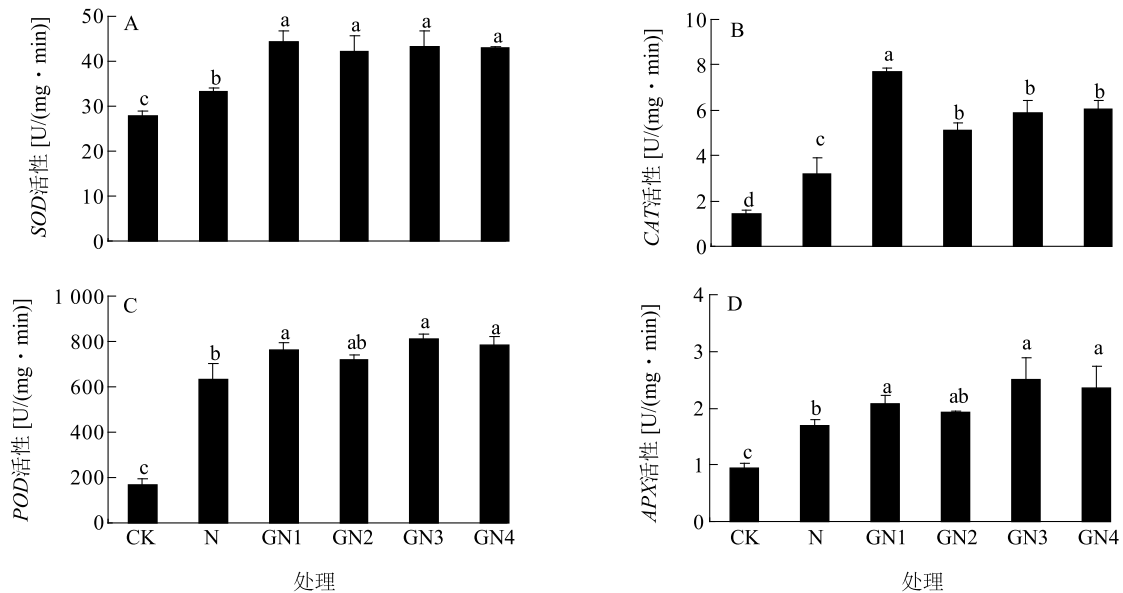
图 3 外源 GABA 对盐胁迫下金花菜幼苗超氧阴离子、过氧化氢、丙二醛含量的影响

Fig.3 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on superoxide anion, H_2O_2 and MDA content of *Medicago polymorpha* under salt stress

2.4 外源 GABA 对金花菜幼苗抗氧化酶活性的影响

由图 4 可知,盐胁迫下,外源 GABA 对金花菜幼苗抗氧化酶 *SOD*、*POD*、*CAT*、*APX* 活性有显著的促进作用。与 CK 相比,盐胁迫和盐胁迫下不同浓度的 GABA 预处理显著增加了幼苗 *SOD* 和 *POD* 活性,但在 0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 浓度范围内,*SOD* 和 *POD* 活性不随 GABA 浓度的变化而变化。同样

的,盐胁迫诱导金花菜幼苗 *CAT*、*APX* 活性增加,而盐胁迫下 GABA 预处理进一步诱导 2 个酶活性增加,分别比盐胁迫对照增加 140.75%、59.79%、84.08%、89.34% 和 22.23%、13.48%、47.86%、38.41%,且 0.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA 预处理的金花菜幼苗 *CAT* 活性显著高于其他浓度 GABA 预处理 ($P < 0.05$)。



CK、N、GN1、GN2、GN3、GN4 见图 1 注。

图 4 外源 GABA 对盐胁迫下金花菜幼苗抗氧化酶活性的影响

Fig.4 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on antioxidant enzyme activity of *Medicago polymorpha* under salt stress

3 讨论

种子萌发是一个复杂的生理过程,容易受到干旱和盐等非生物胁迫的影响^[16],同时研究发现种子萌发过程同样受植物激素和生理活性物质的调控。GABA 是一种非蛋白质氨基酸,由谷氨酸脱羧酶催化合成和多胺降解而来,易溶于水,其生化特性和脯氨酸、甜菜碱类似,是一种促进细胞正常生长的渗透调节物质,在植物的生长发育以及抵御环境胁迫中发挥作用^[17]。本试验探究了外源 GABA 对盐胁迫下金花菜种子萌发的调控作用,发现 0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 能够有效缓解盐胁迫对金花菜种子萌发的抑制作用,主要表现在显著提高了发芽势、活力指数以及缩短了平均萌发时间,同时显著增加了幼苗胚芽和胚根的鲜质量、干质量以及胚根长。张志清等^[18]研究发现,小麦 (*Triticum aestivum* L.) 在

萌发的 0~8 h 内,内源 GABA 含量逐步增加,罗黄颖等^[19]研究发现,10 mmol/L 的 GABA 同样促进了盐胁迫下设施番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill) 种子的萌发和幼苗生长。以上研究结果说明种子萌发需要 GABA 一定程度的积累,可能是由于其能够促进乙烯的合成,而研究发现乙烯能够消减盐胁迫对种子萌发的抑制作用^[20],且不同植物所需的最适 GABA 浓度有差异。

盐胁迫诱导 ROS 累积,对植物产生毒害作用,导致细胞膜损伤以及相关脂质过氧化,最终引起 MDA 含量增加,研究发现 MDA 的累积量可以反映植物受氧胁迫的程度^[21]。如盐胁迫诱导 O_2^- 、 H_2O_2 以及 MDA 含量在黑麦草中显著增加,而外源硅在缓解盐胁迫的同时降低了三者的含量^[22]。本研究结果表明,盐胁迫诱导 O_2^- 、 H_2O_2 、MDA 含量显著增加,但 0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 预处理降低了三者的

含量,其中 1.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 缓解 O_2^- 积累的效果最好,各 GABA 浓度对 H_2O_2 的缓解效果无差异,而 0.5 $\mu\text{mol/L}$ GABA 对 MDA 的缓解效果最差。由此说明,GABA 同样能够缓解盐胁迫引发的氧化胁迫对金花菜幼苗的伤害。

为维持活性氧代谢平衡,植物在长期的进化过程中已经形成一套完整的酶类和非酶类抗氧化系统,其中 ROS 清除酶包括:超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)以及过氧化物酶(POD),这些抗氧化酶位于植物细胞的不同部位,但同时发挥清除活性氧的作用。研究发现,酶活性越高,植物受到逆境胁迫的伤害就越小^[23-26]。本研究发现,盐胁迫下金花菜幼苗 SOD、POD、CAT、APX 活性升高,但在盐胁迫下 0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 预处理进一步诱导了抗氧化酶活性增加。Wang 等^[27] 研究发现,GABA 同样提高了盐胁迫下玉米抗氧化酶活性,也有研究发现在逆境胁迫下超表达乙烯诱导的转录因子 *JERF3* 能提高抗氧化酶活性^[28],而外源 GABA 能够增加乙烯的合成,因此 GABA 可能通过影响植物激素含量及转录因子的表达,提高抗氧化酶活性,缓解逆境对植物的伤害。

4 结 论

盐胁迫降低了金花菜种子的发芽率和活力,并延长了平均萌发时间,抑制了幼苗地上部分和地下部分的生长。外源施用 0.5~2.0 $\mu\text{mol/L}$ GABA 缓解了盐胁迫对金花菜种子萌发的不利影响,通过提高 SOD、POD、CAT 以及 APX 活性,清除盐胁迫诱导的 ROS 积累,降低了细胞膜过氧化产物 MDA 的累积,最终提高种子发芽率、种子活力及幼苗胚根、胚芽质量。

参考文献:

- [1] 刘国志. 金花菜种质资源评价及遗传多样性研究[D].扬州:扬州大学,2016.
- [2] 王小山,魏臻武,曹德明,等. 播种期对金花菜生长及产量的影响[J]. 草业科学, 2017, 34(2): 347-351.
- [3] RENAULT H, EL AMRANI A, BERGER A, et al. γ -Aminobutyric acid transaminase deficiency impairs central carbon metabolism and leads to cell wall defects during salt stress in arabidopsis roots [J]. Plant, Cell & Environment, 2013, 36(5): 1009-1018.
- [4] KRISHNAN S, LASKOWSKI K, SHUKLA V, et al. Mitigation of drought stress damage by exogenous application of a non-protein amino acid γ -aminobutyric acid on perennial ryegrass [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2013, 138(5): 358-366.
- [5] RENAULT H, EL AMRANI A, PALANIVELU R, et al. GABA accumulation causes cell elongation defects and a decrease in expression of genes encoding secreted and cell wall-related proteins in Arabidopsis thaliana [J]. Plant and Cell Physiology, 2011, 52(5): 894-908.
- [6] 刘文瑜,杨宏伟,魏小红,等. 外源 NO 调控盐胁迫下蒺藜苜蓿种子萌发生理特性及抗氧化酶的研究[J]. 草业学报, 2015, 24(2): 85-95.
- [7] 李亚萍,苏 剑,周发明,等. 干旱和盐胁迫对金花菜种子萌发及幼苗抗氧化保护酶活性的影响[J]. 草学, 2019, 246(3): 24-35.
- [8] 焦树英,李永强,沙依拉,等. 干旱胁迫对三种狼尾草种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 西北植物学报, 2009, 29(2): 308-313.
- [9] ZHANG S, HU J, ZHANG Y, et al. Seed priming with brassinolide improves lucerne (*Medicago sativa* L.) seed germination and seedling growth in relation to physiological changes under salinity stress [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 2007, 58(8): 811-815.
- [10] VELIKOVA V, YORDANOV I, EDREVA A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines [J]. Plant Science, 2000, 151(1): 59-66.
- [11] ELSTNER E F, HEUPEL A. Inhibition of nitrite formation from hydroxylammoniumchloride: a simple assay for superoxide dismutase [J]. Analytical Biochemistry, 1976, 70(2): 616-620.
- [12] CHANCE B, MAEHLY A C. Assay of catalase and peroxidase [J]. Methods Enzymol, 1955(2): 764-775.
- [13] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutase I. Occurrence in higher plants[J]. Plant Physiology, 1977, 59(2): 309-314.
- [14] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts [J]. Plant and Cell Physiology, 1981, 22(5): 867-880.
- [15] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 169-172.
- [16] 郭晋梅, 刘 娟, 董宽虎. PEG 胁迫对白羊草种子萌发的影响[J]. 中国草地学报, 2015, 37(2): 58- 62.
- [17] STUDART-GUIMARÃES C, FAIT A, NUNES-NESI A, et al. Reduced expression of succinyl-coenzyme A ligase can be compensated for by up-regulation of the γ -aminobutyrate shunt in illuminated tomato leaves[J]. Plant Physiology, 2007, 145(3): 626-639.
- [18] 张志清,徐 杰,丛 军,等. 高效液相色谱法测定发芽麦粒中 γ -氨基丁酸(GABA)含量[J]. 中国粮油学报, 2015, 30(11): 135-139.
- [19] 罗黄颖,杨丽文,高洪波,等. γ -氨基丁酸浸种对番茄种子及幼苗耐盐性调节的生理机制[J]. 西北植物学报, 2011, 31(11):

- 2235-2242.
- [20] 李振国,倪君蒂,余叔文. 乙烯消减盐渍胁迫对苜蓿种子萌发的抑制作用[J].植物生理学报,1995,21(1):50-56.
- [21] 刘 艳,蔡贵芳,陈贵林. 干旱胁迫对甘草幼苗活性氧代谢的影响[J].中国草地学报,2012,34(5):93-98.
- [22] 刘建新,胡浩斌,王 鑫. 硅对盐胁迫下黑麦草幼苗活性氧代谢和光合参数的影响[J].中国草地学报,2008,30(5):25-31.
- [23] QIU Z B, LI J T, ZHANG M M, et al. He-Ne laser pretreatment protects wheat seedlings against cadmium-induced oxidative stress [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2013, 88: 135-141.
- [24] 王 津,韩 榕. DNA 甲基转移酶赋予拟南芥盐胁迫耐受性 [J].江苏农业学报,2019,35(5):1028-1031.
- [25] 陈真真,周国勤,陈金平,等.低温处理下转果聚糖合成酶基因对烟草抗逆相关生理指标的影响[J].江苏农业科学,2019,47(24):58-61.
- [26] 陆思羽,李 悦,陶凌剑,等. 干旱胁迫下不同圆齿野鸦椿家系苗木生理生化指标的变化[J]. 南方农业学报,2020,51(6):1400-1408.
- [27] WANG Y, GU W, MENG Y, et al. γ -Aminobutyric acid imparts partial protection from salt stress injury to maize seedlings by improving photosynthesis and upregulating osmoprotectants and antioxidants[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 43609.
- [28] WU L, ZHANG Z, ZHANG H, et al. Transcriptional modulation of ethylene response factor protein *JERF3* in the oxidative stress response enhances tolerance of tobacco seedlings to salt, drought, and freezing[J]. Plant Physiology, 2008, 148(4): 1953-1963.

(责任编辑:陈海霞)